

Tartu Ülikool
Loodus- ja täppisteaduste valdkond
Ökoloogia ja maateaduste instituut
Botaanika osakond

Linda Pall

KAS ARUKASK (*BETULA PENDULA*) OMASTAB LEHTEDEGA KASTEVEETT?

Bakalaureusetöö (12 EAP)
Ökoloogia ning elustiku kaitse eriala

Juhendaja: MSc Ott Kangur

Kaasjuhendaja: professor Arne Sellin

Tartu 2018

Kas arukask (*Betula pendula*) omastab lehtedega kastevett?

Lühikokkuvõte

Bakalaureusetöö peamine eesmärk on välja selgitada, kas arukask (*Betula pendula*) omastab lehtedega kastevett. Lisaks uuriti, kas koidueelsel ajal esineb lehtede ja mulla vaheline veepotentsiaalide tasakaalustamatus ning millistest keskkonnafaktoritest see sõltub. Veel uuriti, kas õhu kunstlik niisutamine mõjutab uuritavaid parameetreid. Katse viidi läbi metsaõkosüsteemi õhuniiskusega manipuleerimise (*Free Air Humidity Manipulation*, FAHM) katsealal, mille katseringid jagunevad kontroll- ja niisutusringideks. Viimastes toimub õhu kunstlik niisutamine. Läbi viidud mõõtmiste tulemused näitasid, et tingimustes, kus puudel ei esine veedefitsiiti, arukase lehed kastevett ei omasta. Küll aga esines koidu eel lehtede ja mulla vaheline veepotentsiaalide tasakaalustamatus, mille peamiseks põhjuseks oli öine transpiratsioon. Õhu kunstlikul niisutamisel mingit mõju uuritavatele tunnustele ei leitud.

Märksõnad: *Betula pendula*, FAHM, kastevesi, koidueelne veepotentsiaalide tasakaalustamatus, transpiratsioon

CERCS kood: B310 Soontaimede füsioloogia

Do Silver birch (*Betula pendula*) leaves absorb dew water?

Abstract

Main goal of this bachelor's work was to find signs of foliar water uptake in Silver birch (*Betula pendula*). Additionally predawn water potential disequilibrium between leaves and soil, factors inducing this disequilibrium and impact of artificial air humidification on measured parameters were investigated. Experiments were carried out in control and humidified plots at the the Free Air Humidity Manipulation (FAHM) experimental site. Air in the humidified plots was artificially humidified by misting technique. The results of the experiment did not reveal any evidence of foliar water uptake by Silver birch leaves, but clearly confirmed the occurrence of predawn water potential disequilibrium between leaves and soil, which was primarily induced by nocturnal transpiration. Artificial air humidification did not have any impact on measured parameters.

Key words: *Betula pendula*, FAHM, foliar water uptake, predawn disequilibrium, transpiration

CERCS code and name: B310 Physiology of vascular plants

Sisukord

1. Sissejuhatus.....	4
2. Kirjanduse ülevaade.....	5
2.1 Vee omastamine taimede poolt	5
2.1.1 Lehtede vee omastamise võime	5
2.1.2 Kastevee omastamine lehtedega	5
2.1.3 Kastevee omastamise mehhanismid	6
2.1.4 Kastevee füsioloogiline tähtsus.....	8
2.2 Veepotentsiaal	9
2.2.1 Veepotentsiaalide tasakaalustamatus	10
2.2.2 Koidueelse lehe veepotentsiaali ökofüsioloogiline tähtsus.....	12
3. Materjal ja meetodika	13
3.1 Prooviaala kirjeldus	13
3.2 Katse korraldus.....	13
3.3 Veepotentsiaali määramine	14
3.4 Keskkonnaparameetrite mõõtmine	14
3.5 Andmeanalüüs.....	15
4. Tulemused.....	16
4.1 Veepotentsiaalide erinevused katmata ja kaste eest kaitstud lehtedel	16
4.2 Koidueelne veepotentsiaalide tasakaalustamatus (PDD).....	17
4.3 PDD sõltuvus keskkonnafaktoritest	18
5. Arutelu	19
Kokkuvõte	21
Summary	22
Tänuavaldused.....	23
Kasutatud kirjandus.....	24

1. Sissejuhatus

Vesi on taimede jaoks oluliseks ressursiks, mistõttu on selle omastamine keskkonnast neile elulise tähtsusega funktsiooniks. Tavaliselt saavad taimed vajaliku vee juurte kaudu mullast, kuid teatud tingimustes omastavad taimed vett ka lehtede kaudu. Vee omastamine lehtedega lisavee saamiseks on mõnes piirkonnas elus püsimiseks hädavajalik. Eriti vajalik on see ariidsetel aladel ja sesoonselt kuivades piirkondades, kus vee kättesaadavus sademetena on napp. Parasvöötmes on kastevee omastamist taime lehe kaudu uuritud oluliselt vähem ning Eestis üldse mitte.

Tavapäraselt saavutab lehe veepotentsiaal koidueelseks ajaks tasakaaluseisundi mulla veepotentsiaaliga. Kuid siiski üsna sageli esineb olukord, kus taime veepotentsiaal ei tasakaalustu öö jooksul mulla omaga. Sellist nähtust nimetatakse veepotentsiaalide koidueelseks tasakaalustamatuseks (ingl *predawn disequilibrium*; PDD), mis on sagedasem kuivema kliimaga aladel ning mis on seotud öise transpiratsiooniga.

Käesolevas töös on esitatud kirjanduse põhjal lühike ülevaade lehtede vee omastamise võimest üldiselt ja spetsiifilisemalt ka kastevee omastamisest. Lisaks on käsitletud mulla ja lehtede vahelise veepotentsiaali tasakaalustamatust koidueelsel ajal. Töös kirjeldatakse katse läbiviimise meetodikat ja andmeanalüüsi etappi. Tulemuste peatükis on välja toodud töö kõige olulisemad tulemused, mis on lahti mõtestatud arutelu peatükis.

Käesoleva töö eesmärgiks on katseliselt välja selgitada, kas meie metsade üks tavalisemaid liike – arukask (*Betula pendula*) omastab öö jooksul lehtedele kondenseerunud kastevett. Lisaks uuriti, kas päikesetõusu eel kujuneb mulla ja lehe veepotentsiaalide vahel välja tasakaaluseisund või esineb koidueelne veepotentsiaalide tasakaalustamatus. Viimase esinemise korral oli eesmärgiks välja selgitada, missugustest keskkonna parameetritest selle suurus kõige enam sõltub. Enne katset püstitati hüpotees, et arukase lehed omastavad kastevett ning koidueelsel ajal võib teatud tingimustel esineda veepotentsiaalide tasakaalustamatus.

2. Kirjanduse ülevaade

2.1 Vee omastamine taimede poolt

2.1.1 Lehtede vee omastamise võime

Parasvöötmes on sademetena maha sadav vesi peamiseks maismaa ökosüsteemide vee allikaks ja ühtlasi ka üks peamisi taimede kasvu mõjutavaid tegureid (Mather & Yoshioka 1968; Stephenson 1990). Erinevaid ökosüsteeme uurides on ilmnunud, et mõnedes neist toimub ka märkimisväärne vee omastamine otse ümbritsevast atmosfäärist (udust, pilvede niiskusest) või vedelal kujul lehe pinnalt (vihma- ja kasteveest). Selline atmosfäärist otsene vee omastamise viis lisab nendesse ökosüsteemidesse arvestatava koguse täiendavat vett (Kerr & Beardsell 1975; Boucheret *et al.* 1995; Burgess & Dawson 2004; Breshears *et al.* 2008; Ewing *et al.* 2009). Vee omastamist lehtede kaudu võib pidada kohastumuseks taimedel, mis suurema osa ajast peavad kokku puutuma mulla veedefitsiidiga. See toimub olukorras, kus ümbritsev õhk on niiskusega küllastunud ning ümbritseva õhu veepotentsiaal on kõrgem kui taime lehtedel, mille tõttu moodustub veepotentsiaali gradient kõrgema veepotentsiaaliga õhu ja madalama veepotentsiaaliga lehtede vahel (Yates & Hutley 1995).

Vee omastamist taime lehtede kaudu on täheldatud mitmetel puuliikidel erinevates ökosüsteemides (Zimmermann *et al.* 2007), nagu näiteks pilvemetsades (Limm *et al.* 2009; Eller *et al.* 2013; Oliveira *et al.* 2014; Boucher *et al.* 1995), samuti litofüütidel (katteta kaljupindu, rusukaldeid ja muid kiviseid kasvukohti asustavad taimed) kuivades oludes ning paljudel teistel liikidel, mille kasvukohtade tingimused on hooajaliselt väga kuivad (Grammatikopoulos & Manetas 1994).

2.1.2 Kastevee omastamine lehtedega

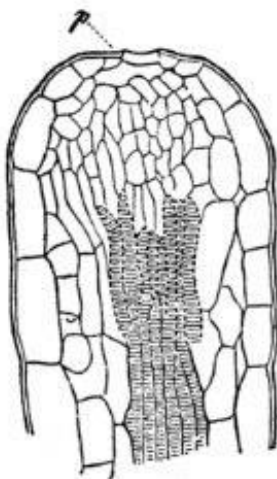
Kastevee moodustumine on globaalselt väga tavaline nähtus. Mõnedel juhtudel, näiteks ariidse ning poolariidse kliimaga piirkondades on kastevesi oluliseks veeallikaks ka taimede jaoks (Jacobs *et al.* 1999). Kaste koguneb lehtedele siis, kui lehe temperatuur on madalam kui kastepunkt (Stone 1963; Agam & Berliner 2006) ja suhteline õhuniiskus on 99–100% (Ben-Asher *et al.* 2010), mille tulemusena lehe ja veeauru kokkupuutel kondenseerub veeaur lehe pinnale (Agam & Berliner 2006). Selleks, et leht omastaks vett, on kõigepealt vajalik soodsate

tingimuste esinemine kastevee tekkeks ning samuti on vajalik, et lehe rakkudes oleks oluliselt madalam veepotentsiaal võrreldes lehe pinnaga.

Vee omastamist lehtede kaudu on täheldatud 34 perekonnas seitsmes erinevas ökosüsteemis (Goldsmith 2013). Kõige rohkem tõendeid vee imendumise kohta lehe pinnalt on saadud ökosüsteemidest, kus hooajaliselt vahelduvad kuivad perioodid udu või kaste tekkimisega ning kus vee kättesaadavus mullast on taimedele piiratud (Munne-Bosch *et al.* 1999; Limm *et al.* 2009; Goldsmith *et al.* 2013).

2.1.3 Kastevee omastamise mehhanismid

Kastevee omastamiseks on erinevaid mehhanisme. Vesi võib liikuda lehtedesse kattekoe (epidermis) rakkude (Kerstiens 1996), veelõhede ehk hüdatoodide (Martin & von Willert 2000) või lehe pinnal paiknevate ühe või mitmerakuliste karvade ehk trihhoomide kaudu ning see aitab kaasa elutegevuseks tarviliku veebilansi säilitamisele (Eller *et al.* 2016). Hüdatoodid on näidatud joonisel 1 ja trihhoomid joonisel 2. Arvatakse, et võimalik on ka vee sisenemine lehte ümbritsevast õhust õhulõhede kaudu (Burkhardt *et al.* 2012). Sõltumata mehhanismist, kuidas vesi lehte siseneb, on selle protsessi eelduseks kastevee moodustumine lehe pinnal. Suhtelise õhuniiskuse langemisel alla 100% hakkab ümbritseva õhu veepotentsiaal kiiresti langema ja kastevett ei teki (Nobel 2009).



Joonis 1. Hüdatood – tähistatud kui “p”
(Wikipedia, Hydathode)

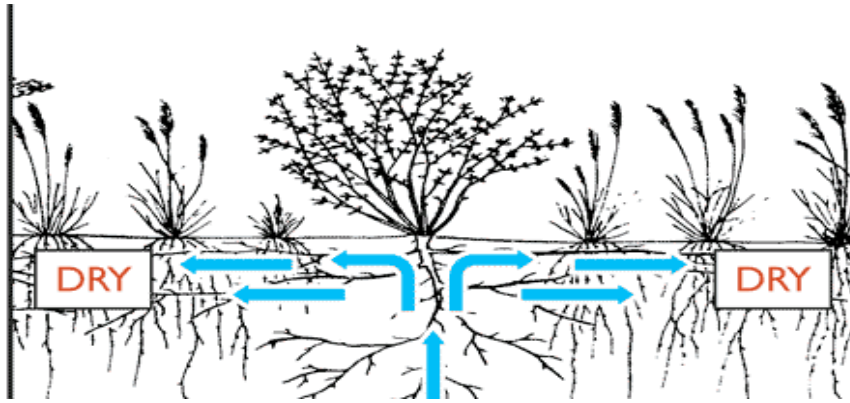


Joonis 2. Trihsoomid
(Taxonomy of Flowering Plants)

Näiteks on leitud, et Põhja-Ameerika lääneranniku sekvoiametsades esinevate liikide kogu omastatavast veest 30–40% tuleb lehe pinnale kondenseerunud udust (Dawson 1998). Ühe sellise uurimuse (Limm *et al.* 2009) tulemused näitasid, et California sekvoiametsades kasvavatel taimeliikidel (*Polystichum munitum*, *Polypodium californicum*, *Oxalis oregana*, *Vaccinium ovatum*, *Gaultheria shallon*, *Umbellularia californica*, *Notholithocarpus densiflorus*, *Sequoia sempervirens*, *Pseudotsuga menziesii*) võib lehtede veesisaldus ümbritsevast õhust neeldumise tõttu suurenda 2–11% , mis on suhteliselt väike osa kogu taime poolt kasutatavast veest. Sellegipoolest on see oluline taimede veevarude taastumiseks ja sellest tulenevalt ka taime kasvu võimaldamiseks (Martin & von Willert 2000; Burgess & Dawson 2004; Limm *et al.* 2009).

Lehe pinnalt imenduva vee liikumise tingimuseks edasi taime varde on lehtede kõrgem veepotentsiaal võrreldes varrega. Katseliselt on tõestatud lehtede veepotentsiaali suurenemine, mis on seotud imendumisega lehe pinnalt ning samuti vee liikumine lehtedest edasi läbi taime varre (Eller *et al.* 2013). Kui tavaliselt liigub vesi taimis juurtest mööda vart lehtede suunas, siis on tähendatud ka vee samaaegset liikumist varre suunas (s.t taim saab vett mõlemast suunast) ning ainult ühesuunalist liikumist lehtedest mulla suunas (Nadezhdina *et al.* 2010; Goldsmith *et al.* 2013). Oletatakse, et kui varres on vee sisaldus väiksem maksimaalsest võimalikust, siis võib toimuda vee liikumine varre suunas nii lehtedest kui ka juurtest, s.t vars täitub veega mõlemast suunast seni, kuni on tasakaalustunud teiste piirkondade veepotentsiaalidega (Scholz *et al.* 2011).

Oletatakse, et pole võimatu ka lehe pinnalt imendunud vee transport mööda juhtkudesid juurtesse ja sealt edasi isegi mulda (Neumann & Cardon 2012). Üldiselt on teada, et taimede juurestik võib transportida vett suurema niiskusega mullaosast kuivemasse mulda. Näiteks niiskematest sügavamatest mullakihtidest omastatakse vett, mis väljub juurtest pindmistes kuivemates mullakihtides – nähtust tuntakse hüdraulilise tõstukina (joonis 3; Neumann & Cardon, 2012).



Joonis 3. Hüdrauliline tõstuk (Earth's Internet)

2.1.4 Kastevee füsioloogiline tähtsus

Lehtede kokkupuude kasteveega on tavaline nähtus paljudes ökosüsteemides, eriti levinud on see mägistest piirkondades ja rannikualadel (Weathers 1999). Merelt aurunud vesi jahtub kõrgemates õhukihtides ja moodustub udu. Sellised tingimused, kus lehed puutuvad kokku kasteveega, mõjutavad taimede veebilanssi ning suurendavad süsiniku sidumist, vähendades äärmuslike temperatuuride mõju ja tugevast päikesekiirgusest tulenevat stressi (Dawson 1998; Johnson & Smith 2006; Breshears *et al.* 2008; Limm *et al.* 2009; Berry & Smith 2012).

Lehe pinnale moodustuval veekihtel on teatud tingimustes taimel kasulikke külgi. Õhuke veekiht vähendab otseselt päikesekiirgust, mis omakorda pidurdab fotosünteesi fotoinhibitsiooni (nähtus, kus fotosünteesi pärsib liialt kõrge valguskiirguse intensiivsus). Lisaks suurendab veekiht hajusa kiirguse osakaalu ja alandab lehtede ja okaste temperatuuri. Kõik see vähendab transpiratsiooni kiirust ja aitab säilitada fotosünteesilist süsiniku omastamist juhul, kui veekiht ei takista süsihappegaasi difusiooni (Gu *et al.* 2002; Letts & Mulligan 2005; Min 2005).

Lisaks eelmainitud positiivsetele külgedele on lehe või okka pinnal oleval veekihtil ka taimedele negatiivseid külgi. Veekiht lehe pinnal mõjutab oluliselt taimede gaasivahetust (Smith & McClean 1989; Jagels 1991; Burgess & Dawson 2004). Kuna süsihappegaas difundeerub läbi veekihi ligikaudu 10000 korda aeglasemalt kui läbi õhu, siis väheneb fotosünteesiline süsiniku sidumine. Lehe või okka pinnal olev veekiht loob soodsa pinnase patogeenide (seened, bakterid) ja vetikate arenguks (Weast 1986; Smith & McClean 1989; Brewer & Smith 1995; Letts & Mulligan 2005). Veekihi aurustudes lehe pinnalt kontsentreeruvad happelises udus

sisalduvad happelised saasteained lehe pinnale ja võivad kahjustada lehe kutiikulat ning põhjustada selle hävimise (Schier & Jensen 1992; Thornton *et al.* 1994).

2.2 Veepotentsiaal

Veepotentsiaal on mingis keskkonnas (muld, atmosfäär), organismis, koes või rakus oleva vee potentsiaalne energia võrreldes puhta veega. See iseloomustab vee omadust liikuda kas osmoosi, gravitatsioonijõu või hüdrostaatilise rõhu mõjul ühest keskkonnast teise. Veepotentsiaali tähistatakse sümboliga Ψ ning puhta vaba vee veepotentsiaal standardtingimustes – temperatuuril 298 K ja rõhul 1 bar – on 0 MPa (Lambers *et al.* 2008). Vesi liigub kõrgema veepotentsiaaliga taime osadest (juurestik) madalama veepotentsiaaliga taimeosadesse, milleks on tavaliselt lehestik, kus toimub aurumine (Tomlinson 2004).

Summaarne veepotentsiaal on erinevate veepotentsiaali komponentide algebraline summa:

$$\Psi_{\text{total}} = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g + \Psi_m \quad (1)$$

Veepotentsiaali komponentideks on vees lahustunud ainete sisaldusest tulenev osmootne komponent (Ψ_s), veele rakenduvast rõhust tulenev hüdrostaatiline komponent (Ψ_p), gravitatsioonist tulenev raskusjõu komponent (Ψ_g) ja keskkonna adhesioonjõududest tulenev maatriksi komponent (Ψ_m). Kogu veepotentsiaal saab olla positiivse või negatiivse väärtusega, sõltuvalt komponentide algebralisest summast, kuid peaaegu alati on see negatiivne.

Kui on teada kahe erineva keskkonna või ruumiosa veepotentsiaalid, siis saame prognoosida vee liikumise suunda. Näiteks on lehtedes vee aurumise tõttu tavaliselt madalam hüdrostaatiline rõhk ning osmootne potentsiaal kui juurestikus, mistõttu liigub vesi juurtest üles lehtedesse. Sellisel juhul määrab veepotentsiaalide erinevuse lehtede ja juurte vahel hüdrostaatilise rõhu erinevus. Sarnaselt võib funktsioneerida mitteisotermiline süsteem, näiteks nagu soe atmosfäär ja külm leht. Veeaur kondenseerub välja ka juhul, kui õhus olev veepotentsiaal on negatiivsem kui lehes.

Osmoos on vee liikumine läbi poolläbilaskva membraani, mis tuleneb vees lahustunud ainete kontsentratsioonide erinevustest membraani eri pooltel (s.t membraan laseb läbi vett, aga mitte lahustunud osakesi). Osmootne potentsiaal tuleneb lahustunud ainete omadusest vett endaga siduda, mis vähendab vee võimet (potentsiaali) liikuda. Vesi liigub läbi membraani suunas, kus vees lahustunud ainete kontsentratsioon on kõrgem. Osmootsel potentsiaalil on alati negatiivne

väärtus, sest vesi liigub läbi poolläbilaskva membraani suurema kontsentratsiooniga lahusesse. Mida kõrgem on lahustuvate ainete kontsentratsioon, seda madalam (negatiivsem) on osmootne potentsiaal.

Hüdrostaatiline rõhk, mis võib olla positiivne või negatiivne, viitab süsteemis oleva vee füüsikalisele survele. Näiteks on juure kattekoe rakkude ja lehe mesofüllü (assimilatsiooni põhikude ehk klorenhüüm) rakkude siserõhk suurem kui nendega külgnevate ksüleemi rakkude siserõhk, milles intensiivse transpiratsiooni korral valitseb hõrendus (ümbritsevast atmosfääri rõhust madalam rõhk). Kõrge hüdrostaatilise rõhu rakuse põhjustab sealne suur vee hulk, mis avaldab survet rakukestale.

Mulla ja ksüleemi veepotentsiaali kirjeldamisel on üheks määravaks veepotentsiaali komponendiks maatriksi potentsiaal. Maatriksi potentsiaal tuleneb pindade (nt trahheede kestad, mullaosakesed) ja vee molekulide vahelistest interaktsioonidest põhjustatud adhesioonjõududest. Vesi adsorbeerub mullaosakeste, rakukestade või kolloidosakeste pinnale ja seetõttu on maatriksi potentsiaalil alati negatiivne väärtus. Maatriksi potentsiaal muutub veel negatiivsemaks, kui veekiht muutub õhemaks. Kui mullaosakesed või rakud on väiksed, siis on vett siduvat pinda on rohkem, mis tähendab, et vett hoitakse tugevamini kinni ja veepotentsiaal on madalam (Lambers *et al.* 2008).

Oluliseks mõjuteguriks taimedes on ka gravitatsioonijõud, mis mõjub taimes olevale veele ning on suunaga maapinna poole. Mida kõrgem on taim, seda olulisemaks muutub veepotentsiaali gravitatsiooniline komponent. Madalate taimede puhul on gravitatsiooniline veepotentsiaali komponent väga väike ja tihtipeale seda ei arvestata. Veepotentsiaali gravitatsiooniline komponent võib olla nii positiivse kui ka negatiivse väärtusega (Lumen Learning, Boundless Biology).

2.2.1 Veepotentsiaalide tasakaalustamatus

Lehe veepotentsiaal (Ψ_L) sõltub eelkõige mullavee kättesaadavusest, õhulõhede avatusest ja atmosfääri evaporaatiivsest nõudlusest (ingl *atmospheric evaporative demand*; AED), mis määravad vee aurumise lehest. Pärast päikesetõusu, kui taimed avavad õhulõhed, hakkab taime veepotentsiaal langema ja jõuab madalaima tasemeni keskpäeval. C_3 ja C_4 taimed hoiavad tavaliselt öösiti, kui ei toimu fotosünteesilist süsiniku sidumist, oma õhulõhed kinni ning Ψ_L hakkab tõusma, kuni jõuab oma ööpäevase maksimumini koidikul. Koidueelset lehe

veepotentsiaali (Ψ_{pd}) kasutatakse mulla veepotentsiaali (Ψ_s) hinnanguna, kuna eeldatakse, et lehe veepotentsiaal tasakaalustub koidueelseks ajaks mulla omaga (Donovan & Ehleringer 1994; Richter 1997; Palmer *et al.* 2008; Samuelson *et al.* 2014; Zhu *et al.* 2015). Mitmed uuringud on selle eelduse siiski kahtluse alla seadnud, näidates, et teatud keskkonnatingimustel on Ψ_{pd} tunduvalt madalam kui Ψ_s (Caird *et al.* 2007), mille tagajärjel esineb mulla ja taime veepotentsiaalide vaheline tasakaalustamatus (ingl *predawn disequilibrium*, PDD; Donovan *et al.* 1999, 2001). Paljud uurimistööd on arutlenud PDD võimalike põhjuste üle (Sellin 1999; Donovan *et al.* 2003; Bucci *et al.* 2005; Rogiers *et al.* 2012).

Peamine PDD-d põhjustav faktor on atmosfääri evaporatiivne nõudlus ja selle poolt käivitatud transpiratsioon öösel (Sellin 1999; Donovan *et al.* 2001; Bucci *et al.* 2004, 2005). Mida suurem on AED, seda suurem on öine veekadu lehtedest. Viimane esineb siis, kui õhulõhed on vähemalt osaliselt öö jooksul lahti. Muud faktorid, mis takistavad koidueelse lehe veepotentsiaali tasakaalustumist mulla veepotentsiaaliga, on vee vähene kättesaadavus mullas (Bucci *et al.* 2005; Rogiers *et al.* 2012), pikast vee transporditeest tulenevad hüdraulilised piirangud taime juhtkudedes (Tyree & Ewers 1991; Sellin 1993, 1996), intertsellulaarides lahustunud ained, hüdrauliline tõstak (Donovan *et al.* 2003) ning tõenäoliselt ka liiga lühikene pime aeg kesksuvel suurtel laiuskraadidel (Sellin 1999).

Praeguste teadmiste põhjal on selge, et mulla ja taime veepotentsiaalide tasakaalustumine sõltub suurel määral sellest, kui efektiivselt suudavad õhulõhed muutuvates tingimustes öist veekadu kontrollida. Õhulõhede käitumine omakorda on mõjutatud paljude erinevate keskkonnafaktorite poolt. Pikemas ajaskaalas tuleks arvesse võtta ka kliimamuutuste mõju õhulõhedele. Näiteks prognoosivad pikaajalised kliimamudelid selle sajandi lõpuks Põhja-Euroopas märkimisväärset atmosfääri suhtelise õhuniiskuse ja sademete hulga (5–30%) kasvu (Kont *et al.* 2003; IPCC 2013). Kohalikus ja piirkondlikus skaalas suureneb õhuniiskus eelkõige sagenevate vihasadude tõttu (Scholz *et al.* 2007; Sellin *et al.* 2015).

Mõned uuringud (Nejad & van Meeteren 2005; Fanourakis *et al.* 2011) näitavad, et kõrgenenud õhuniiskuse tingimustes kasvatatud taimed suudavad vähemal määral kontrollida veekadusid transpiratsioonil, kuna nende õhulõhede regulatsioon on vähem efektiivne. Õhulõhede korralik toimimine on aga oluline kuivas keskkonnas toimetulekuks. See-eest suurenenud õhuniiskuse tingimustes kasvanud hübriidhaava õhulõhed sulgusid kuivas õhus kiiremini võrreldes tavalistes tingimustes kasvanud kontrollpuudega (Niglas *et al.* 2014).

PDD-d on uuritud enamasti taimedel, mis kasvavad kuivades ja hooajaliselt kuivades ökosüsteemides. Sellistes ökosüsteemides on vee kättesaadavus esmaseks taimede kasvu piiravaks faktoriks. (Donovan *et al.* 2001, 2003; Bucci *et al.* 2004, 2005; Cavender-Bares *et al.* 2007; Rogiers *et al.* 2012). Jahedamates ja niiskemates kliimavöötmetes on tehtud ainult mõned uuringud (Sellin 1999; Kavanagh *et al.* 2007). Üks värskem PDD-d käsitlev uuring viidi läbi Eestis hübriidhaabadega, mis on Euroopa jahedamates piirkondades ning Põhja-Ameerikas kasvatatav kiirekasvuline lehtpuuliik. Selles uuriti keskkonnategurite mõju mulla ja taime veepotentsiaali tasakaalu kujunemisele kõrgendatud õhuniiskuse tingimustes (Kangur *et al.* 2017).

2.2.2 Koidueelse lehe veepotentsiaali ökofüsioloogiline tähtsus

Juurestiku kaudu mullast saadud veest vaid väiksem osa tarvitatakse taime ainevahetuseks. Suurem osa mullast omastatavast veest aurub fotosünteesiks vajaliku CO₂ omastamise tarbeks avatud õhulõhede kaudu, mistõttu kaasneb taime kasvamiseks vajaliku fotosünteesiga paratamatult ka veekadu, mida nimetatakse transpiratsiooniks. Päeval ajal madala õhuniiskuse tingimustes ületab tavaliselt vee aurustumise kiirus juurestiku vee imamise kiiruse ning taime ja mulla veepotentsiaalide erinevus suureneb (lehtede veepotentsiaal väheneb mulla suhtes). Öösel taimed ei fotosünteesi, enamasti sulguvad ka õhulõhed ja taime ümbritsev suhteline õhuniiskus suureneb maksimaalse lähedale, mistõttu väheneb oluliselt transpiratsioonist tulenev veekadu ning hommikuks võrdsustuvad taime ja mulla veepotentsiaalid, s.t. koidueelseks ajaks saavutatakse mulla ja taime lehtede veepotentsiaalide vaheline tasakaal (Ritchie & Landis 2005). Koidueelse veepotentsiaalide tasakaalu teke sõltub eelkõige õhulõhede öise sulgumise efektiivsusest (Kangur *et al.* 2017).

Mitmetel taimeliikidel ei sulgu õhulõhed öösel siiski täielikult, mistõttu toimub öine transpiratsioon ning veepotentsiaalide tasakaalu taime ja mulla vahel päikesetõusuks ei kujune. Koidueelne veepotentsiaalide tasakaalustamatus on iseloomulik mitmetele puittaimedele, aga ka halofüütidele ehk soolataimedele (Donovan & Richards 2001).

Lehtede veepotentsiaali kaudu on võimalik hinnata taimede mitmeid füsioloogilisi parameetreid. Selle abil saab hinnata, nagu juba eelpool mainitud, mulla veepotentsiaali, taime veepotentsiaali päeva alguses (Hinckley *et al.* 1978), õhulõhede juhtivust ning transpiratsiooni (James *et al.* 2006).

3. Materjal ja meetodika

3.1 Prooviaala kirjeldus

Välitööd viidi läbi Tartu maakonnas Kastre vallas Rõka külas (58°15'N, 27°18'E, kõrgus merepinnast 40–48 m) asuval metsaökosüsteemi õhuniiskusega manipuleerimise katsealal (FAHM, *Free Air Humidity Manipulation*), mis loodi aastatel 2006–2007. Katseala suurus on 2,7 hektarit. Alal on 9 puhvertsooniga ümbritsetud prooviringi diameetriga 14 m. Igasse ringi istutati katseala rajamise käigus 196 puud tihedusega 10000 puud ha⁻¹, millest poole moodustasid hübriidhaavad (*Populus tremula* × *P. tremuloides*) ja teise poole arukased (*Betula pendula*). Puhvertsooni on istutatud vaid hübriidhaavad tihedusega 2500 puud ha⁻¹. Üheksa ringi on erinevateks katseteks ära jaotatud, moodustades erinevate tingimustega alad. Niisutamine toimub neljas ringis (H1, H2, H3 ja H4) ning neli ringi on kontrollaladeks (C1, C2, C3 ja C4). Ühes ringis (D1) toimus algselt õhu kunstlik kuivatamine, kuid mida nüüd kasutatakse uute tehnikate katsetamiseks. Üle mitme kasvuperioodi mõõdetuna on niisutusringide suhteline õhuniiskus keskmiselt 7–8% kõrgem kui kontrollringides (Kupper *et al.* 2011).

3.2 Katse korraldus

Mõõtmisi teostati 2017. aasta suvel ajavahemikel 10.–23. juuli ja 7.–18. august. Kastevee omastamise hindamiseks mõõdeti arukase lehtede veepotentsiaali samaaegselt nii kontrollringides (C1, C2) kui ka kunstlikult suurendatud õhuniiskusega ringides (H1, H2). Kõik puud olid neli aastat vanad ning niisutusringides oli puude keskmine kõrgus 2,65±0,14m ning kontrollringides 3,44±0,09m. Igal katsepäeval töötati paralleelselt ühes kontroll- ja ühes niisutusringis (nt C1 ja H1). Mõõtmisi viidi läbi vahetult enne päikesetõusu, kui lehed olid olnud kasteveest märjad potentsiaalselt kõige pikema aja vältel. Katselehed olid kaetud (lehel polnud võimalik märguda) või vabalt. Kaetud lehed isoleeriti atmosfäärist kahel erineval viisil: 1) osa lehti pakiti õhukindlalt minigrip-kottidesse, mis omakorda kaeti alumiiniumfooliumiga (edaspidi pakitud lehed); 2) osa lehti oli kaitstud kaste eest avara läbipaistva kilekotiga. Minigrip-kotti + fooliumisse pakiti lehed, et peatada transpiratsioon, mille tulemusel lehe veepotentsiaal võrdsustub ksüleemi veepotentsiaaliga oksas. Kilekotiga ümbritsetud lehtedel välistati lehe ja kastevee kokkupuude.

Kuna mõõtmised viidi läbi enne koitu, siis kaetavad lehed valmistati ette mõõtmisele eelneval õhtul. Õhtul (19.00–21.00) valiti katsealustel puudel välja kaks oksa: ühele oksale tõmmati peale kilekott ja teisel oksal pakiti kaks lehte ning kõik ülejäänud lehed jäid vabaks. Vabaks jäänud lehed olid vahetus kontaktis väliskeskkonnaga ja märgusid kastevee või sademete esinemise korral. Täpsemalt mõõdeti mõlemal katsepuul 2 pakitud lehte, 3 kilekotiga kaetud lehte ning 3 vabalt oleva lehte veepotentsiaali. Seega mõõdeti igal hommikul ühes katseringis kaheksa erineva lehte veepotentsiaal. Kahe katseringi peale kokku mõõdeti kuueteistkümne lehte veepotentsiaali.

3.3 Veepotentsiaali määramine

Lehte veepotentsiaali määrati tasakaalustava rõhu meetodil, kasutades selleks Scholanderi-tüüpi rõhukambrit. Arukase lehed lõigati ükshaaval võsudele žiletiga ning asetati rõhukambrisse nii, et leherootsu ots ulatuks kambri kaanes olevast koonilisest tihendist välja. Seejärel tõsteti kambri aeglaselt rõhku, kuni leherootsu lõikepind märgus. Sel hetkel rõhukambris olev ülerõhk on arvuliselt võrdne, kuid vastasmärgiline selle lehte summaarse veepotentsiaaliga, mis kambri on paigutatud.

3.4 Keskkonnaparameetrite mõõtmine

Igas katseringis mõõdeti järgmisi keskkonnaparameetreid: õhu temperatuur (T), suhteline õhuniiskus (RH) ja mulla veepotentsiaal (Ψ_s). Lisaks registreeriti kaste omastamise katse jaoks kaste olemasolu ning kestvust lehtedel, mida määrati dielektrilise lehte märgumissensoriga LWS-1 (Decagon Devices, Ameerika Ühendriigid). Paralleelselt hinnati kaste esinemist ka visuaalselt enne veepotentsiaali mõõtmist. Suhtelist õhuniiskust ja temperatuuri mõõdeti termohügroomeetriga HMP45A (Vaisala, Soome). Mulla veepotentsiaali mõõdeti dielektrilise mulla veepotentsiaali sensoriga MPS-2 (Decagon Devices) 15 ja 30 cm sügavuselt.

3.5 Andmeanalüüs

Veepotentsiaali ja keskkonnafaktorite andmed sisestati programmiga Excel 2013 (Microsoft Corp., Ameerika Ühendriigid). Andmete statistiliseks analüüsiks kasutati programmi Statistica 7 (StatSoft Inc., Ameerika Ühendriigid). Kahe grupi – niisutustöötlus ja kontroll – keskmisi võrreldi Studenti t -testiga. Kastevee omastamise hindamiseks võrreldi kaste eest kaitstud ning katmata lehtede veepotentsiaale. Sellesse võrdlusse kaasati vaid need ööd, mil kaste esines. Saamaks teada, kas esineb koidueelne veepotentsiaalide tasakaalustamatus (PDD) või on mulla ja lehe veepotentsiaalid tasakaalus, võrreldi mulla ja katmata lehtede veepotentsiaale. Niisutustöötluse mõju hindamiseks PDD-le võrreldi niisutus- ja kontrollringide vastavaid väärtusi. Transpiratsiooni (E) osatähtsus PDD moodustumises arvutati välja katmata (Ψ_L) ja pakitud lehtede (Ψ_P) veepotentsiaalide erinevuse kaudu:

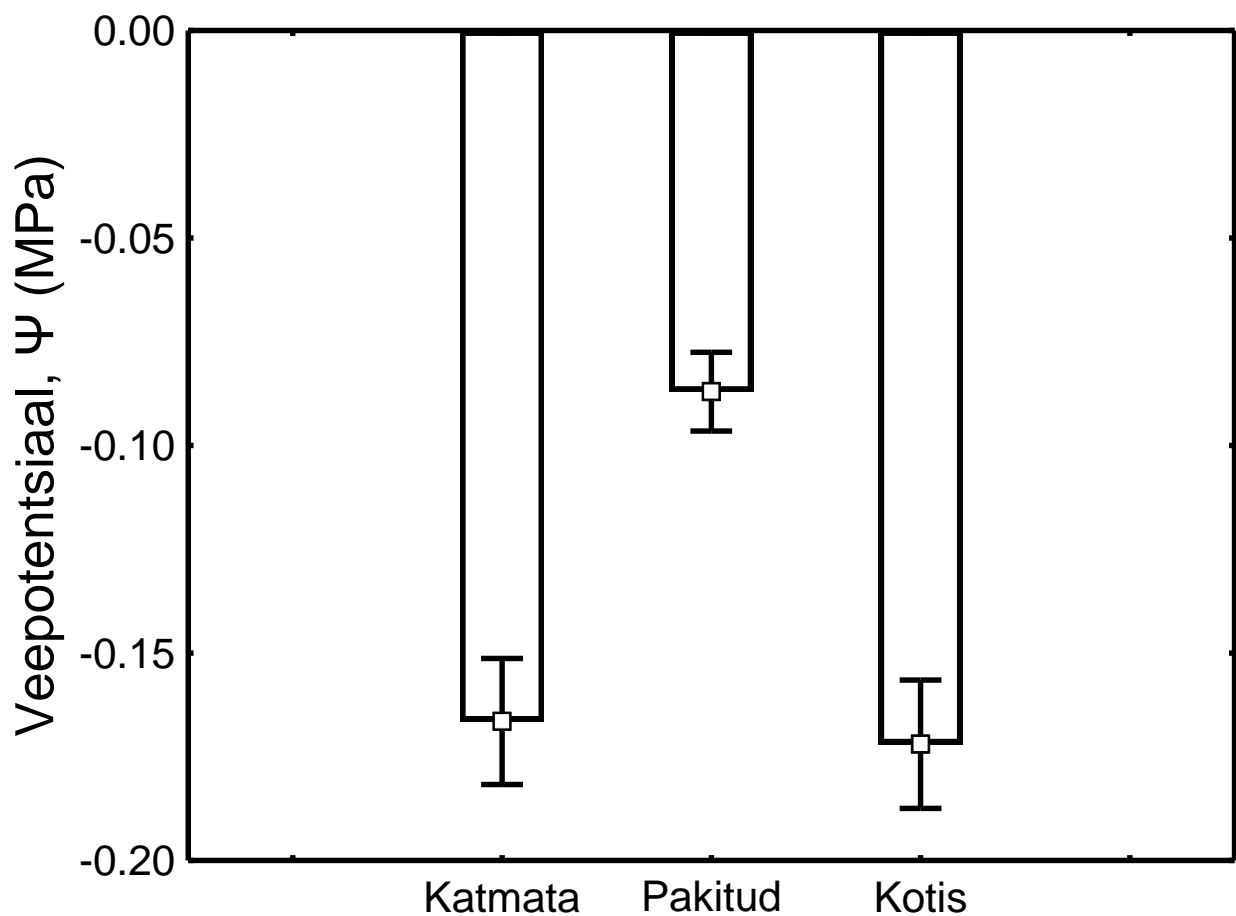
$$E = \frac{\Psi_L - \Psi_P}{PDD} * 100 \quad (2)$$

Mitmesastmelise regressioonanalüüsi abil uuriti PDD sõltuvust erinevatest keskkonnafaktoritest.

4. Tulemused

4.1 Veepotentsiaalide erinevused katmata ja kaste eest kaitstud lehtedel

Katmata lehtede ja kotiga kaetud lehtede keskmine veepotentsiaali väärtus, kaste esinemise korral, oli -0,17 MPa (joonis 4). Veepotentsiaalide erinevus katmata ja kotis lehtede vahel oli väga väike ning statistiliselt mitte oluline ($P=0,9$) tõestamaks kastevee omastamist lehtede poolt.

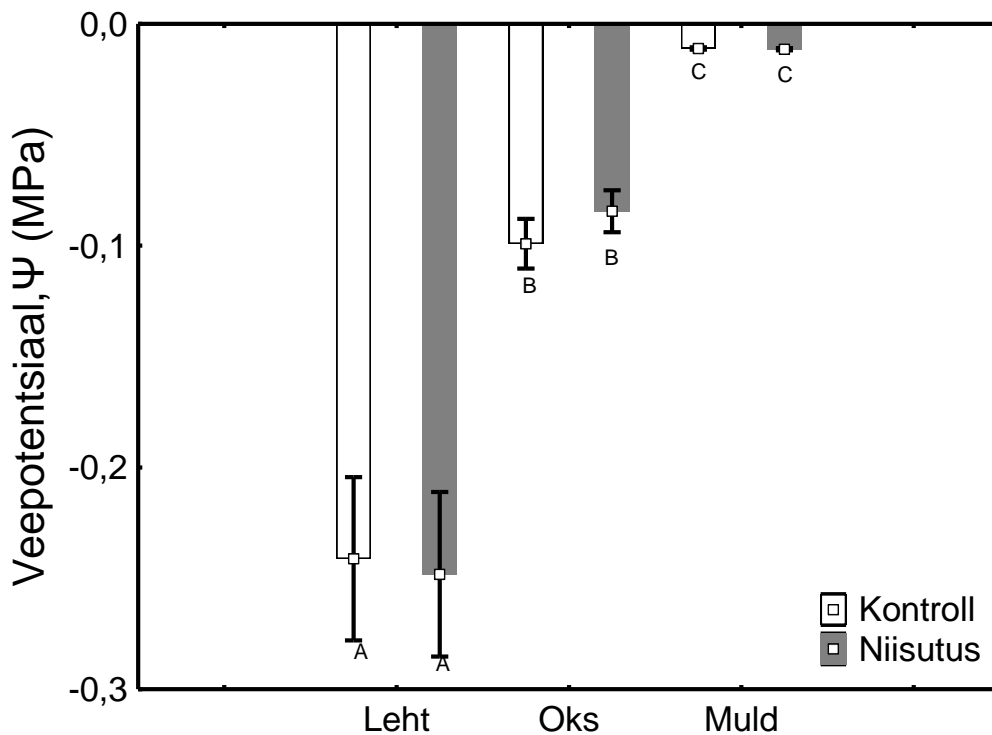


Joonis 4. Katmata, õhukindlalt pakitud ja kotiga kaetud lehtede keskmised (\pm standardviga) koidueelsed veepotentsiaalid kaste esinemise korral.

4.2 Koidueelne veepotentsiaalide tasakaalustamatus (PDD)

Saamaks teada, kas mulla ja lehe veepotentsiaalid on päikesetõusuks tasakaalustunud, võrreldi omavahel katmata lehtede ning mulla veepotentsiaale nii niisutus- kui kontrollringides. Tulemusi hinnati nii kaste esinemise kui ka puudumise korral. Muld oli vihmase suve tõttu kogu mõõtmiste perioodil väga niiske. Üle kogu mõõtmisperioodi oli keskmine mulla veepotentsiaal mõlemas töötluses küllastusseisundi lähedal ($-0,01$ MPa). Katmata lehtede koidueelsed veepotentsiaalid olid üle kogu mõõtmisperioodi kontrollringides keskmiselt $-0,24$ ja niisutusringides $-0,25$ MPa. Siit järeldub, et PDD esines mõlemas töötluses, kuid erinevust töötluste vahel ei tuvastatud ($P=0,9$). Kontrollis oli PDD keskmine väärtus seega $0,23$ ja niisutustöötluses $0,24$ MPa (joonis 5).

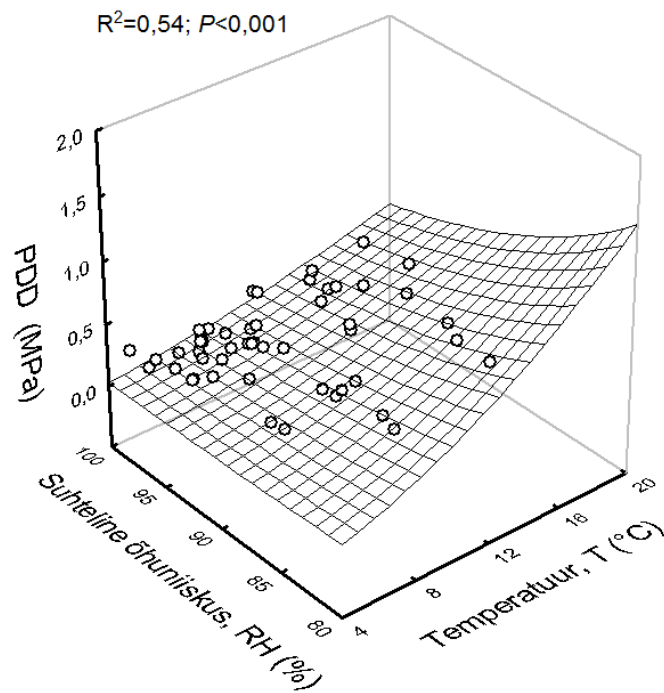
Pakitud lehtedel puudus otsene kokkupuude väliskeskkonnaga: leht oli pakitud nii, et transpiratsioon on välistatud. Kontrollringides oli transpiratsiooni osakaal PDD-st 53% ning niisutusringides 60%, kuid need ei erinenud statistiliselt ($P=0,44$).



Joonis 5. Katmata lehtede (Leht), pakitud lehtede (Oks) ning mulla (Muld) keskmised koidueelsed veepotentsiaalid (\pm standardviga). Erinevad tähed tähistavad statistiliselt olulist erinevust ($P<0,001$).

4.3 PDD sõltuvus keskkonnafaktoritest

Regressioonanalüüs näitas, et PDD sõltus suhtelisest õhuniiskusest (RH) ning õhutemperatuurist (T). Mida madalam oli koidueelne suhteline õhuniiskus ja mida kõrgem oli õhutemperatuur, seda suurem oli PDD (joonis 6). PDD ei sõltunud mulla veepotentsiaalist, kuna see oli läbi kogu mõõtmisperioodi stabiilselt väga kõrge, mis tähendab, et mulla veesisaldus varieerus väga vähe.



Joonis 6. Koidueelse veepotentsiaalide tasakaalustamatuse (PDD) sõltuvus suhtelisest õhuniiskusest (RH) ning õhutemperatuurist (T).

5. Arutelu

Kastevee omastamine lehtedega on taimede jaoks oluline teatud keskkonningimustega toimetulekuks. Näiteks ariidsetel aladel, kus mullavett enamasti napib, on kastevesi ja selle omastamine ääretult oluline taimedel konkurentsivõime püsimiseks ja ellujäämiseks. Kastevee omastamist taimede poolt ei ole Eestis teadaolevalt varem uuritud. Just see teeb selle teema põnevaks ning uudseks. Vesi on taimede jaoks oluliseks ressursiks ja selle omastamist mullast on põhjalikult uuritud. Kuid kõik kasvukohad ja kliimatingimused ei ole selleks soodsad, mistõttu osa liike omastab täiendavalt vett lehtedega. Siiski mitmed uurimused on näidanud, et vee omastamine lehtedega võib olla palju laialdasem nähtus (Kerr & Beardsell 1975; Boucheret *et al.* 1995; Burgess & Dawson 2004; Breshears *et al.* 2008; Ewing *et al.* 2009) ja käesolevas töös uuritigi kastevee omastamist arukasel (*Betula pendula*), mis on tavaline puuliik nii Eestis kui ka mujal parasvöötme ja boreaalsetes metsades. Antud töö hüpoteesiks oli, et arukask omastab kastevett.

Veepotentsiaalide erinevus katmata ja kaste eest kaitstud lehtede vahel ei olnud statistiliselt oluline, mistõttu kastevee omastamist tõestada ei õnnestunud. Eelnevast saab järeldada, et arukasel kastevee omastamist lehtedega ei toimu või katse tulemusi võis mõjutada erakordselt sademeterohke suvi. Nii rohke mullavee olemasolu korral (küllastusseisundi lähedal) ei vaja taim lisavett ja on võimalik, et tulemused olu kuiva suve puhul teistsugused. Teisalt on võimalik, et kastevee omastamise uurimiseks ei rakendatud kõige sobilikumat meetodit. Katset oleks võinud korraldada ka nii, et puudele oleks tekitatud vahepeal kuiv periood, kus taime veevajadus kasvab ning jälgida erinevust kuiva ja niiske perioodi vahel. Samas on lehtede vee omastamist hinnatud ka nii, et on mõõdetud lehe massi enne ja pärast märgumist ning saadud tulemusi võrreldud. Lisaks on jälgitud ka kunstlikult udusse lisatud isotoopide liikumist taime osades ja mullas (Carter Berry & Smith 2014). Võimalik, et eelmainitud isotoopide katse oleks olnud täpsem meetod veeomastamise hindamiseks. Samas on see võrreldamatult kallim ja ajakulukam meetod.

Eksperimendi tulemused näitasid, et mulla ja lehe veepotentsiaalide vahel ei kujunenud päikesetõusuks tasakaaluseisundit – seega esines koidueelne veepotentsiaalide tasakaalustamatus (keskmiselt 0,23 MPa) hoolimata vihmasesest suvest. Üheks peamiseks PDD esinemise põhjuseks on õine transpiratsioon. Antud katses moodustas transpiratsioon keskmiselt 57% koidueelsest veepotentsiaalide tasakaalustamatusest. Samas aga hübriidhaavaga tehtud katses põhjustas õine transpiratsioon 76% koidueelsest veepotentsiaalide

tasakaalustamatusest (Kangur *et al.* 2017). Tõenäoliselt käesoleva töö katsealused kased transpireerised öösiti vähem. Keskkonnafaktorite mõju uurimisel selgus, et PDD väärtus sõltus suhtelisest õhuniiskusest ning õhutemperatuurist. Mida kõrgem oli temperatuur ja madalam RH, seda kõrgem oli AED ja suuremad öised veekaod, mis takistasid tasakaalu saavutamist. Selline tulemus on ootuspärane, sest mida kuivem on õhk, seda intensiivsem on transpiratsioon ning sellest tulenevalt ka suurem PDD. Järelikult ei tasakaalustu mulla ja lehe veepotentsiaalid kuivemate ja soojemate öödega isegi vihmastel suvedel ning PDD ei ole sugugi ainult ariidsete aladele nähtuseks.

PDD väärtuste erinevust kontrollpuude ja niisutustöötluste vahel ei tuvastatud. Oluliseks mõjuteguriks oli arvatavasti väga sademeterohke katseperiood, mistõttu õhuniiskuse manipulatsiooni efektiivsus jäi madalaks ning vastupidiselt ootustele oli selle mõju õhulõhede öisele käitumisele ebaoluline. Sellest tulenevalt ei erinenud tõenäoliselt ka transpiratsiooni intensiivsused töötluste vahel.

Kokkuvõte

Käesoleva töö eesmärgiks oli välja selgitada, kas arukask (*Betula pendula*) omastab lehtede pinnalt kasteveett või mitte ning kas lehe veepotentsiaalid tasakaalustuvad päikesetõusuks mulla veepotentsiaalidega. Lisaks analüüsiti uuritavate tunnuste sõltuvust suurenevast õhuniiskusest ja muudest keskkonnaparameetritest.

Välitööd viidi läbi 2017. aasta juulis ja augustis Tartumaal FAHM katsealal. Kastevee omastamist hinnati kastega märguvate ja sellega mitte kokku puutuvate lehtede veepotentsiaale võrreldes vahetult enne päikesetõusu. Mõõtmisi teostati samaaegselt nii niisutus- kui kontrollringides. Veepotentsiaale mõõdeti koidueelsel ajal, kuna selleks ajaks oli kaste jõudnud püsida lehe pinnal kõige pikema aja vältel. Lisaks võimaldasid koidueelsed mõõtmised hinnata veepotentsiaalide tasakaalustamatuse esinemist mulla ja lehtede vahel.

Andmeid analüüsides selgus, et märgunud ja kastega mitte kokku puutunud lehtede veepotentsiaalid ei erinenud üksteisest, mistõttu eksperimendi tulemused ei kinnitanud kastevee omastamist arukase lehtedega. Siiski tuvastati PDD esinemine, mille peamiseks põhjuseks saab pidada õist transpiratsiooni. Seda kinnitab asjaolu, et PDD oli seda suurem, mida kõrgem oli õine õhutemperatuur ja mida madalam suhteline õhuniiskus. See tähendab, et soojemate ja kuivemate öödega kaotavad lehed rohkem vett ning mulla ja lehe veepotentsiaalid ei tasakaalustu. Lisaks ilmnas, et PDD väärtused eksperimendi töötluste vahel ei erinenud. Selle peamiseks põhjuseks oli tõenäoliselt sademeterohke suvi, mistõttu ei avaldanud niisutustöötlus piisavat mõju juba niigi kõrgele õhuniiskusele.

Summary

Goals of the present study were to find out evidence of foliar water uptake in Silver birch (*Betula pendula*) and to test whether predawn water potentials of soil and leaves of Silver birch reach equilibrium by dawn or a phenomenon of predawn disequilibrium (PDD) occurs. Additionally the impact of artificial humidification of the air and main environmental factors on focal traits was studied.

The experiment was carried out at the Free Air Humidity Manipulation (FAHM) site in July and August of 2017. Predawn water potentials of the leaves wetted by dew and the leaves covered with plastic bag (sheltered from dew) were compared to verify water uptake by leaves. The occurrence of PDD was investigated by comparing predawn soil and leaf water potentials. Simultaneous measurements in humidified and control plots enabled to assess the potential impact of elevated air humidity on studied physiological parameters.

The analysis of the experimental data did not confirm foliar water uptake by silver birch. However, considerable PDD was recorded on most of the measurement days. Main factor inducing PDD was night-time transpiration. PDD was positively correlated with nocturnal air temperature and negatively with relative air humidity. Therefore, during warmer and drier nights leaves lose a considerable amount of water and leaf water potential does not equilibrate with that of the soil by sunrise. Artificial air humidification had effects neither on PDD or any other investigated parameter. This finding could be explained by rainy weather prevailing during the summer which probably diminished the efficiency of air humidity manipulation.

Tänuavaldused

Täna südamest oma juhendajat doktorant Ott Kangurit ja kaasjuhendajat professor Arne Sellinit, kes andsid parimat nõu ja jõudu ning kellelt sai alati igakülgset abi.

Kasutatud kirjandus

- Agam N., Berliner P.R. (2006) Dew formation and water vapor adsorption in semi-arid environments – a review. *Journal of Arid Environments* **65**, 572–590.
- Ben-Asher J., Alpert P., Ben-Zvi A. (2010) Dew is a major factor affecting vegetation water use efficiency rather than a source of water in the eastern Mediterranean area. *Water Resources Research* **46**, W10532.
- Boucher J.F., Munson A.D., Bernier P.Y. (1995) Foliar absorption of dew influences shoot water potential and root growth in *Pinus strobus* seedlings. *Tree Physiology* **15**, 819–823.
- Breshears D.D., McDowell N.G., Goddard K.L., Dayem K.E., Martens S.N., Meyer C.W., Brown K.M. (2008) Foliar absorption of intercepted rainfall improves woody plant water status most during drought. *Ecology* **89**, 41–47.
- Brewer C.A., Smith W.K. (1995) Leaf surface wetness and gas exchange in the pond lily *Nuphar polysepalum* (Nymphaeaceae). *American Journal of Botany* **82**, 1271–1277.
- Burgess S.S.O., Dawson T.E. (2004) The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant, Cell & Environment* **27**, 1023–1034.
- Burkhardt J., Basi S., Pariyar S., Hunsche M. (2012) Stomatal penetration by aqueous solutions – an update involving leaf surface particles. *New Phytologist* **196**: 774–787.
- Carter Berry Z., Smith W.K. (2014) Experimental cloud immersion and foliar water uptake in saplings of *Abies fraseri* and *Picea rubens*. *Trees* **28**, 115–123.
- Dawson T.E. (1998) Fog in the California redwood forest: ecosystem inputs and use by plants. *Oecologia* **117**, 476–485.
- Donovan L.A., Richards J.H. (2001) Predawn plant water potential does not necessarily equilibrate with soil water potential under well-watered conditions. *Oecologia* **129**, 328–325.
- Donovan L.A., Richards J.H., Linton M.J. (2003) Magnitude and mechanisms of disequilibrium between predawn plant and soil water potentials. *Ecology* **84**, 463–470).

- Eller C.B., Lima A.L., Oliveira R.S. (2013) Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytologist* **199**, 151–162.
- Eller C.B., Lima A.L., Oliveira R.S. (2016) Cloud forest trees with higher foliar water uptake capacity and anisohydric behavior are more vulnerable to drought and climate change. *New Phytologist* **211**, 489-501.
- Ewing H.A., Weathers K.C., Templer P.H., Dawson T.E., Firestone M.K., Elliott A.M., Boukili V.K.S. (2009) Fog water and ecosystem function: heterogeneity in a California redwood forest. *Ecosystems* **12**, 417–43.
- Goldsmith G.R., Matzke N.J., Dawson T.E. (2013) The incidence and implications of clouds for cloud forest plant water relations. *Ecology Letters* **16**, 307–314.
- Grammatikopoulos G., Manetas Y. (1994) Direct absorption of water by hairy leaves of *Phlomis fruticosa* and its contribution to drought avoidance. *Canadian Journal of Botany* **72**, 1805–1811.
- Gu L., Baldocchi D., Verma S.B., Black T.A., Vesala T., Falge E.M., Dowty P.R. (2002) Advantages of diffuse radiation for terrestrial ecosystem productivity. *Journal of Geophysical Research* **107**, 4050.
- Hinckley T.M., Lassoie J.P., Running S.W. (1978) Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. – In: Hinckley T., Lassoie J. ja Running S., Forest Science. *The Society of American Foresters*, 44.
- Jacobs A.F.G., Heusinkveld B.G., Berkowicz S.M. (1999) Dew deposition and drying in a desert system: a simple simulation model. *Journal of Arid Environments* **42**, 211–222.
- Jagels R. (1991) Biophysical aspects of fog deposition on the needles of three conifers. *Journal of Experimental Botany* **42**, 757–763.
- James J.J., Alder N.N., Mühlhling K.H., Läubli A.E., Shackel K.A., Richards J.A. (2006) High apoplastic solute concentrations in leaves alter water relations of the halophytic shrub, *Sarcobatus vermiculatus*. *Journal of Experimental Botany* **57**, 139–147

- Johnson D.M., Smith W.K. (2008) Cloud immersion alters microclimate, photosynthesis and water relations in *Rhododendron catawbiense* and *Abies fraseri* seedlings in the southern Appalachian Mountains, USA. *Tree Physiology* **28**, 385–392.
- Kangur O., Kupper P., Sellin A. (2017) Predawn disequilibrium between soil and plant water potentials in light of climate trends predicted for northern Europe. *Regional environmental change* **7**, 2159–2168.
- Kavanagh K.L., Pangle R., Schotzko A.D. (2007) Nocturnal transpiration causing disequilibrium between soil and stem predawn potential in mixed conifer forests of Idaho. *Tree Physiology* **27**, 621–629.
- Kerr J.P., Beardsell M.F. (1975) Effect of dew on leaf water potentials and crop resistances in a Paspalum pasture. *Agronomy Journal* **67**, 596–599.
- Kerstiens G. (1996) Cuticular water permeability and its physiological significance. *Journal of Experimental Botany* **47**, 1813–1832.
- Lambers H., Chapin III F.S., Pons, T.L. (2008) Plant Water Relations. In: Lambers H., Chapin III F.S., Pons, T.L. *Plant Physiological Ecology*. New York, Springer-Verlag 163–223.
- Letts M.G., Mulligan M. (2005) The impact of light quality and leaf wetness on photosynthesis in north-west Andean tropical montane cloud forest. *Journal of Tropical Ecology* **21**, 549–557.
- Limm E., Simonin K., Bothman A., Dawson T. (2009) Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of the redwood forest. *Oecologia* **161**, 449–459.
- Martin C.E., von Willert D.J. (2000) Leaf epidermal hydathodes and the ecophysiological consequences of foliar water uptake in species of *Crassula* from the Namib desert in Southern Africa. *Plant Biology* **2**, 229–242.
- Mather J.R., Yoshioka G.A. (1968) The role of climate in the distribution of vegetation. *Annals of the American Association of Geographers* **58**, 22–41.
- Min Q. (2005) Impacts of aerosols and clouds on forest–atmosphere carbon exchange. *Journal of Geophysical Research* **110**, D06203.

- Munne-Bosch S., Nogues S., Alegre L. (1999) Diurnal variations of photosynthesis and dew absorption by leaves in two evergreen shrubs growing in Mediterranean field conditions. *New Phytologist* **144**, 109–119.
- Nadezhdina N., David T.S., David J.S., Ferreira M.I., Dohnal M., Tesar M. et al (2010) Trees never rest: the multiple facets of hydraulic redistribution. *Ecohydrology* **3**, 431–444.
- Neumann R.B., Cardon Z.G. (2012) The magnitude of hydraulic redistribution by plant roots: a review and synthesis of empirical and modeling studies. *New Phytologist* **194**, 337–352.
- Niglas A., Kupper P., Tullus A., Sellin A. (2014) Responses of sap flow, leaf gas exchange and growth of hybrid aspen to elevated atmospheric humidity under field conditions. *AoB Plants* **6**, 1–14.
- Nobel P.S. (2009) *Physicochemical and environmental plant physiology*, 4th edn. Oxford, UK: Academic Press.
- Ritchie W., Landis T.D. (2005) Seedling quality tests: Plant moisture stress. In: Dumroese R. K., Wis T.D., Watson R. *Forest Nursery Notes*. R6-CP-TP-06-2005. Portland, OR: USDA Forest Service, PacificNorthwest Region, State and Private Forestry, Cooperative Program, 6–12.
- Rundel P.W. (1982) Water uptake by organs other than roots. In: Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B., Ziegler H., eds. *Physiological plant ecology II: water relations and carbon assimilation*. Berlin, Springer, 111–134.
- Schier G.A., Jensen K.F. (1992) Atmospheric deposition effects on foliar injury and foliar leaching in red spruce. In: Eager C, Adams M.B., eds. *Ecology and Decline of Red Spruce in the Eastern United States*. New York, Springer, 271–294.
- Scholz F.G., Phillips N.G., Bucci S.J., Meinzer F.C., Goldstein G. (2011) Hydraulic capacitance: biophysics and functional significance of internal water sources in relation to tree size. In: Meinzer F.C, Lachenbruch B., Dawson T.E., eds. *Size- and age-related changes in tree structure and function*. New York, Springer, 341–362.
- Smith W.K., McClean T.M. (1989) Adaptive relationship between leaf water repellency, stomatal distribution and gas exchange. *American Journal of Botany* **76**, 465–469.

Stephenson N.L. (1990) Climatic control of vegetation distribution: the role of the water balance. *The American Naturalist* **135**, 649–670.

Stone E.C. (1963) The ecological importance of dew. *The Quarterly Review of Biology* **38**, 328–341.

Thornton F.C., Joslin J.D., Pier P.A., Neufeld H., Seiler J.R., Hutcherson J.D. (1994) Cloudwater and ozone effects upon high elevation red spruce: a summary of study results from Whitetop Mountain. *Journal of Environmental Quality* **23**, 1158–1167.

Weast R.C. (1986) Handbook of chemistry and physics. CRC Press, Boca Raton.

Weathers K.C. (1999) The importance of cloud and fog in the maintenance of ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, 214–215.

Yates D.J., Hutley L.B. (1995) Foliar uptake of water by wet leaves of *Sloanea woollsii* an Australian subtropical rainforest tree. *Australian Journal of Botany* **43**, 157–167.

Zimmermann D., Westhoff M., Zimmermann G., Geßner P., Gessner A., Wegner L.H., Rokitta M., Ache P., Schneider H., Vásquez J.A., Kruck W., Shirley S., Jakob P., Hedrich R., Bentrup F.W., Bamberg E., Zimmermann U. (2007) Foliar water supply of tall trees: evidence for mucilage-facilitated moisture uptake from the atmosphere and the impact on pressure bomb measurements. *Protoplasma* **232**, 11–34.

Kasutatud internetiallikad

Earth's Internet & Natural Networking <http://creating-a-new-earth.blogspot.com/2012/03/roots-hydraulic-lift-and-redistribution.html>.

Lumen Learning courses, Boundless Biology, Transport of Water and Solutes in Plants. <https://courses.lumenlearning.com/boundless-biology/chapter/transport-of-water-and-solutes-in-plants/>.

Wikipedia, Hydathode <https://en.wikipedia.org/wiki/Hydathode>.

Taxonomy of Flowering Plants <http://botany.csdl.tamu.edu/FLORA/Wilson/tfp/veg/tfplec3s01.htm>.

Tomlinson P.B. (2004) Water potential explained. *The Biology of Mangroves*, <http://botanyprofessor.blogspot.co.uk/2015/05/water-potential-explained.html>.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Linda Pall,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

KAS ARUKASK (*BETULA PENDULA*) OMASTAB LEHTEDEGA KASTEVEETT?

mille juhendajad on

juhendaja MSc Ott Kangur ning kaasjuhendaja professor Arne Sellin

- 2.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 2.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu alates 23.05.2018 kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
 3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartu